86(85). Дорсальный вырост тегумена имеется. Вальва иной формы, всегда несколько расширена у основания и близ вершины.
87(92). Вальва обращена к боковому выросту тегумена вогнутым краем.
88(89). Ширина вальвы близ основания в 1,5—2 раза превышает ширину кукуллуса (рис. 4, *2*). Переднее крыло — рис. 1, *14*. 9—11.— Центр Западной Европы . . . . *M. aureoviridella* Höfn.
89(88). Ширина вальвы у основания примерно равна ширине кукуллуса.
90(91). Длина кукуллуса составляет около 1/4 длины вальвы (рис. 4, *3*). Переднее крыло — рис. 1, *15*. 8—10.— Юг Западной Европы (Югославия) . . . . *M. facetella* Z. (=*pistacella* Krone)
91(90). Длина кукуллуса составляет около 2/5 длины вальвы (рис. 4, *4*). 8—8,5.— Южная Европа . . . . *M. isobasella* Stgr.
92(87). Вальва своеобразной формы, обращена к боковому выросту тегумена выпуклым краем (рис. 4, *5*). Переднее крыло — рис. 1, *16*. 6,5—7,5.— Малая Азия (Турция) . . . . *M. klimeschi* Heath

Всесоюзный НИИ защиты растений
(Ленинград)

Получено 26.05.86

УДК 599.323.4

И. В. Загороднюк

КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СИСТЕМАТИКА СЕРЫХ ПОЛЕВОК (RODENTIA, ARVICOLINI)

СООБЩЕНИЕ I. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА

Серые полевки — одна из наиболее своеобразных и многочисленных групп грызунов, населяющих большинство ландшафтно-климатических зон Голарктики. Эволюционная молодость Arvicolini и интенсивные процессы хромосомного видообразования способствовали возникновению целого ряда морфологически слабо дифференцированных, но репродуктивно изолированных форм, проявлению многочисленных морфо-экологических параллелизмов (Воронцов, Ляпунова, 1976; Громов, Поляков, 1977; Chaline, 1987). Одни только диплоидные числа хромосом Arvicolini изменяются от 17 до 62 и практически все кариотипированные виды характеризуются теми или иными особенностями хромосомных наборов. В связи с этим кариотип нередко оказывается единственным надежным критерием для видовой диагностики полевок и филогенетических построений (Matthey, 1957; Агаджанян, Яценко, 1984; Modi, 1987a и др.).

Из трех основных составляющих кариологического анализа группы — определение дистанций (при попарных сравнениях), показателей своеобразия (при сравнении с группой) и собственно характеристики кариотипов (безотносительные оценки) — в данном сообщении рассматриваются и анализируются последние.

Таксономия. Всякое сравнительное исследование группы в той или иной степени неизменно проецируется на схему систематических взаимоотношений видов. Поскольку же представления автора по таксономии рецентных арвиколин в ряде случаев отличны от общепринятых (Chaline, 1974 и др.; Громов, Поляков, 1977; Honacki et al., 1982 и др.), следует кратко изложить оригинальную классификационную схему. В ее основу положены взгляды И. М. Громова. Наряду с анализом изменчивости морфологических структур (череп, зубы) при ее разработке были учтены и данные по биохимической генетике и кариосистематике арвиколин. В связи с неоднозначной трактовкой в литературе таксономических границ Arvicolini ниже приводится также и схема систематических взаимоотношений родов с указанием их видового объема. Как и в предыдущей работе (Загороднюк, 1990), здесь принимается более дробная, чем традиционные, система: в состав Arvicolini включены *Arvicola, Microtus* и *Pitymys* в широком их понимании, а также *Lemmiscus* и *Neofiber; Phenacomys* рассматриваются как отдельная от Arvicolini триба полевок.

Как и в отношении трибного деления подсемейства, в данной работе принимается и дробная система номинативной трибы. Вместе с тем род *Microtus* до сих пор остается, по-видимому, сборным и, очевидно, в дальнейшем его палеарктические и не-

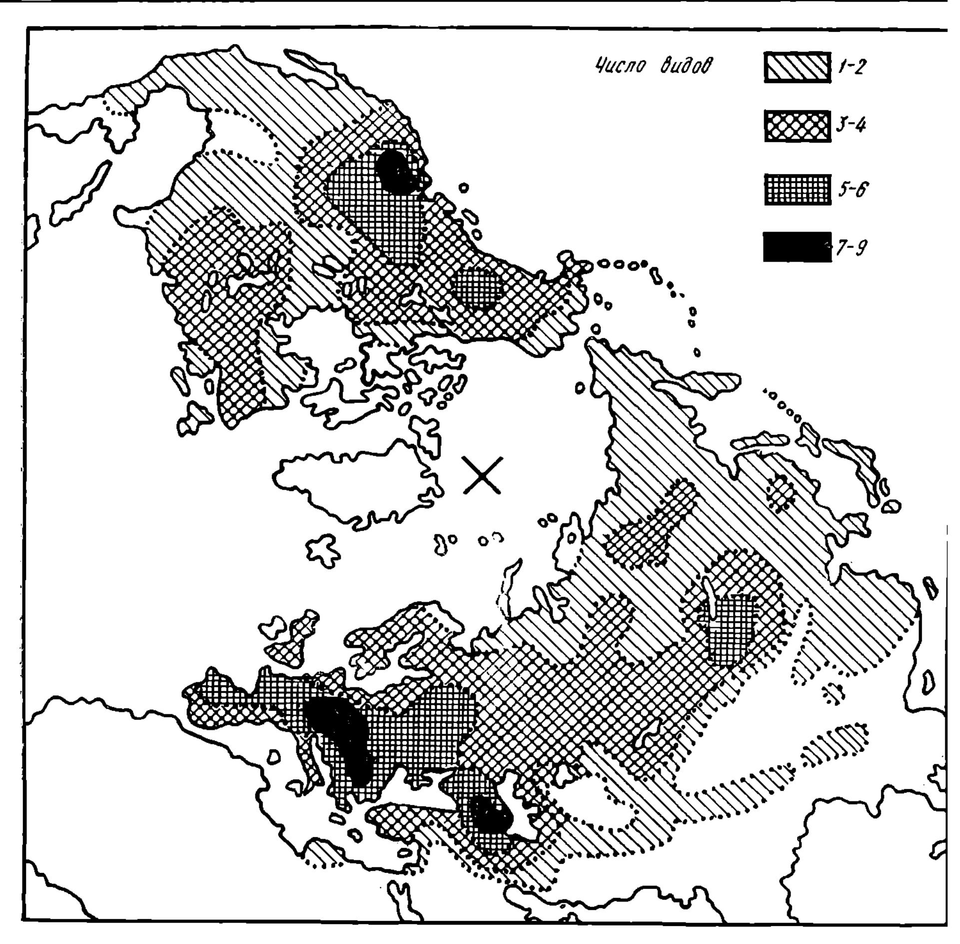


Рис. 1. Ареал и география видового обилия полевок трибы Arvicolini.

арктические (включая группу «*oeconomus*»?) представители будут разделены на дв разных рода (см. Graf, 1982). В целом традиционно более дробная система неаркто заметно контрастирует с традиционной же синонимизацией названий палеарктически *Microtus* s. l. Здесь сделана попытка устранить это противоречие, чтобы приблизит систему к желаемой одномасштабности. В этом смысле вопрос о таксономических ран гах надвидовых групп (завышены?) представляется менее существенным.

ARVICOLINAE: Prometheomyini — *Prometheomys* (1*); Ellobiini — *Afganomy* (2), *Ellobius* (2); Pliomyini — *Dinaromys* (1); Lemmini — *Lemmus* (3), *Myopus* (1) *Synaptomys* (2); Dicrostonyxini — *Dicrostonyx* (2); Ondatrini — *Ondatra* (1); Phenaco myini — *Arborimus* (2), *Phenacomys* (1); Myodini — *Alticola* (6), *Anteliomys* (3), *Craseo mys* (3), *Eothenomys* (3), *Hyperacrius* (2), *Myodes* (4); Lagurini — *Eolagurus* (2), *La gurus* (1); Arvicolini — *Arvicola* (3), *Blanfordimys* (1), *Chionomys* (3), *Microtus* (40) *Lasiopodomys* (2), *Lemmiscus* (1), *Neodon* (4), *Neofiber* (1), *Proedromys* (1), *Terricol* (11), *Volemys* (4).

ARVICOLINI: *Chionomys* — "nivalis" *(nivalis)*, "roberti" *(roberti, gud)*; *Arvicola* — "terrestris" *(terrestris, scherman)*, "sapidus" *(sapidus)*; *BLANFORDIMYS* — "afghanus" *(afghanus)*; *TERRICOLA (Terricola* s. str.) — "subterraneus" *(subterraneus, daghestani cus, nasarovi)*, *"majori" (majori)*, *"schelkovnikovi" (schelkovnicovi)*, *"multiplex" (multi plex, tatricus)*; *T. (Meridiopitymys)* — *"savii" (savii, gerbei)*, "duodecimcostatus" *(duode cimcostatus)*, "thomasi" *(thomasi)*; *NEODON (Neodon* s. str.) — "sikimensis" *(sikimen sis, irene)*, "juldaschi" *(juldaschi)*; *N. (Phaiomys)* — "leucurus" *(leucurus)*; PROEDRO

* Число видов в роде.

MYS — "bedfordi" (*bedfordi*); *VOLEMYS* gen. n. — "millicens" (*millicens, musseri*), "clarkei" (*clarkei*), "*kikuchii*" "kikuchii"; *LASIOPODOMYS* (s. str.) — "brandti" (*brandti*); *L.* (*Lemmimicrotus*) — "mandarinus" (*mandarinus*); *MICROTUS* (*Agricola*) — "agrestis" (*agrestis, cabrerae*); *M.* (*Microtus* s. str.) — "socialis" (*guentheri, irani, socialis, paradoxus*), "arvalis" (*arvalis, obscurus, kirgisorum, rossiaemeridionalis, transcaspicus, kermanensis*); *M.* (*Stenocranius*) — "gregalis" (*gregalis*); *M.* (*Alexandromys*) — "fortis" (*fortis*), "middendorfi" (*middendofi, mongolicus, sachalinensis, miurus*), "maximowiczi" (*maximowiczi, evoronensis, mujanensis*); *M.* (*Pallasiinus*) — "oeconomus" (*oeconomus, montebelli, limnophilus*); *M.* (*Mynomes*) — "pennsylvanicus" (*pennsylvanicus, townsendii*), "oregoni" (*oregoni*), "montanus" (*montanus, canicaudus*), "mexicanus" (*mexicanus, oaxacensis, quatemalensis*), "californicus" (*californicus*); *M.* (*Pitymys*) — "pinetorum" (*pinetorum*), "ochrogaster" (*ochrogaster*), *M.* (*Orthriomys*) — "umbrosus" (*umbrosus*); *M.* (*Aulacomys*) — "richardsoni" (*richardsoni, xanthognathus, longicaudus*), "chrotorrhinus" (*chrotorrhinus*); *LEMMISCUS* — "curtatus" (*curtatus*); *NEOFIBER* — "alleni" (*alleni*).

Что касается видового объема Arvicolini, то здесь необходимо дать несколько замечаний относительно таксономического статуса спорных форм. Во-первых, существует ряд форм, из числа вышеуказанных, чей видовой ранг представляется недостаточно обоснованным: *Arvicola scherman, Terricola gerbei, Neodon irene, Microtus irani, obscurus, kermanensis, montebelli, canicaudus, oaxacensis* и некоторые другие. Во-вторых, имеется не меньшее число форм, которым нередко придают статус видов, но уровень дифференциации которых при сравнении с «материнскими» видами вряд ли более подвидового: *bucharensis* (*afghanus* s. l.); *ukrainicus* (*subterraneus* s. l.), *liechtensteini* et *bavaricus* (*multiplex* s. l.), *felteni* (*savii* s. l.), *lusitanicus* (*duodecimcostatus* s. l.), *atticus* (*thomasi* s. l.), *carruthersi* (*juldaschi* s. l.), *schidlovskii* (*socialis* s. l.), *abbreviatus* (*miurus* s. l.), *breweri* (*pennsylvanicus* s. l.), *coronarius* (*longicaudus* s. l.), *fulviventer* (*mexicanus* s. l.), *quasiater* et *parvulus* (*pinetorum* s. l.), *ludovicianus* (*ochrogaster* s. l.) и др. И, наконец, исходя из кариогеографических данных, видовой уровень дифференциации следует предположить для пары *Terricola subterraneus* s. str. ($2n=54$) — *dacius* ($2n=52$) (Загороднюк, 1989) и пары *Microtus mexicanus* s. str. ($2n=48$) — *mogollonensis* ($2n=44$) (см. Lee, Elder, 1977; Judd, 1980).

Volemys Zagorodnjuk, gen. n.

Типовой вид — *Microtus musseri* Lawrence (1982) — наиболее подробно описанный вид выделяемого рода полевок. *Volemys* характеризуются всеми присущими представителям трибы Arvicolini признаками — дифференцированное по типу *Microtus* твердое нёбо, отсутствие корней на молярах, отложения цемента во входящих углах коренных зубов и др. От всех других восточнопалеарктических групп серых полевок отличаются по следующему комплексу признаков: некрупные ($L=90$—130 мм), но длиннохвостые ($Ca=60$—70 %) лесные полевки с уплощенным в ростральной части черепом, относительно широким межглазничным промежутком; слуховые барабаны несколько вздуты, коренные зубы несложного строения (M^3 — преимущественно морфотип "typica", M_1 — без «питимисного» слияния петель в основании параконидного отдела и со слабо дифференцированной передней непарной петлей), но на M^2 и нередко на M^1 характерно наличие дополнительных задне-внутренних эмалевых петель, как правило, не отшнурованных, но достаточно больших. Объем рода: к типовому виду наиболее близка *Microtus millicens* Thomas (см. Lawrence, 1982), к ним же несомненно тяготеют *M. clarkei* Hinton из Юннани и тайваньская *M. kikuchii* Kuroda. Распространение — горные и предгорные леса южного Китая от Тибета и Восточных Гималаев до Тайваня, преимущественно в пределах высот 1500—3500 м. Родственные отношения с другими родами полевок неясны. В различных сводках разные виды этого рода сближают то с полевками типа *maximowiczi*, то с *agrestis*, то с *Neodon* (Allen, 1940; Ellerman, 1941; Zimmermann, 1964; Громов, Поляков, 1977; Corbet, 1978) и одновременно в качестве близких друг другу форм, по-видимому, рас-

сматриваются впервые. Некоторое сходство *Volemys* обнаруживают с географически близкими *Neodon* и, в меньшей степени, с *Microtus* ex gr. *Alexandromys* — *Pallasiinus*.

Хромосомные числа и краткие характеристики кариотипов. В связи с практической невозможностью представить здесь даже часть основной библиографии по кариологии Arvicolini для краткой характеристики группы мы поступили следующим образом. По возможности придерживаясь принципа «один вид — один первоисточник», из всего многообразия публикаций были выбраны (а) наиболее поздние, содержащие информацию о предшествующих и (б) содержащие фоторепродукции и подробные описания хромосомных наборов.

Наиболее полный обзор по кариологии европейских и кавказских форм имеется в сводке Я. Зима и Б. Крала (Zima, Kral, 1984). В целом по видам мировой фауны краткая информация приводится у Р. Маттея (Matthey, 1973) и в недавней сводке В. Н. Орлова и Е. Ю. Иваницкой (Орлов, Булатова, 1983). Обзоры по изученности *G*- и *C*-окрашенных кариотипов полевок приведены соответственно в работах Я. Зимы (Zima, 1984) и В. Моди (Modi, 1987 в). Имеется также ряд новых сравнительных описаний дифференциально окрашенных хромосом одновременно многих видов, также использованных при подготовке и проведении данного исследования (Gamperl et al., 1982; Агаджанян, Яценко, 1984; Мейер и др., 1985; Modi, 1987 a, b; Burgos et al., 1989 и др.). В сводной таблице помимо стандартных хромосомных чисел отражены также данные по их изменчивости (следующие не только из указанных в строке первоисточников, но и из других работ), а также рассчитанные для этих видов значения Шенноновской функции (численно-размерное разнообразие хромосом, *H'*) и показатель морфологической сложности кариотипа *SI* (см. ниже).

Количественные оценки кариотипов. Вкратце рассмотрим содержание количественных безотносительных к другим видам характеристик кариотипов. За исключением показателей *H'* и *e*, все остальные показатели рассчитаны для диплоидных наборов хромосом самки, без разделения их на аутосомы и половые хромосомы.

2n — диплоидное число хромосом. Так же, как и в случае *NF*, при наличии полиморфизма и политипизма за основное значение принималось то, которое характерно для номинативных подвидов либо для большей части изученных популяций. В эти расчеты не включались данные по *B*-хромосомам.

NF — Nombre Fundamental (основное число) — число хромосомных плеч, вторая традиционная характеристика кариотипа, предложенная Р. Маттеем еще в 1945 г. Определяется либо в пересчете на полный диплоидный набор самки (*NF*), либо на его аутосомную часть (NF_a). Представляет собой формальную оценку, поскольку при расчете все неакроцентрические хромосомы относятся к единому типу «двуплечие», так что *NF* равно сумме числа одноплечих и удвоенного числа двуплечих хромосом.

p — progressivity. Показатель продвинутости кариотипа предложен Н. Н. Воронцовым с соавт. (1984) для оценки в первую очередь форм из «робертсоновских рядов»: $p=(NF/2n)-1$. По своему содержанию этот показатель эквивалентен предложенному В. В. Архипчуком с соавт. (1986) и определяемому как процент двуплечих хромосом в наборе. Здесь показатель *p* выражается в процентах.

SI — square index (квадратичный индекс) — квадратичный индекс метацентричности кариотипа, отражающий, как и следующий показатель, степень морфологической сложности кариотипа. По своему содержанию представляет произведение абсолютного числа хромосомных плеч на относительное: $SI=(NF/2n)\cdot NF=(NF)^2/2n$, т. е. интегрирует в себе два предыдущих показателя — *p* (степень метацентричности хромосомного набора) и *NF* (число хромосомных плеч).

Хромосомные числа Arvicolini

Таксон	2n	NF_a	X	Y	H′	SI	Источник
CHIONOMYS							
nivalis	54	52*	Sm	A	4,64 (2)	58	Guardia et al., 1981
roberti	54	54	Sm	A	4,62 (1)	62	Саблина и др., 1988
gud	54	54	Sm	A	4,62 (1)	62	Саблина и др., 1988
ARVICOLA							
terrestris	36	68	Sm	A	4,09 (4)	144	Кулиев и др., 1978
scherman	36	60	Sm	A	—	114	Raicu et al., 1971
sapidus	40*	64	Sm	A	—	116	Guardia, Pretel, 1979
BLANFORDIMYS							
afghanus	58	56*	M	A	4,77 (7)	62	Ляпунова, Загороднюк, 1990
TERRICOLA (s. str.)							
subterraneus	52*	56*	M	A	4,56 (9)	69	Загороднюк, 1988
daghestanicus	52*	54	M	A	4,65 (1)	65	Хатухов и др., 1978
nasarovi	42*	54*	M	A	—	76	Ляпунова и др., 1988
majori	54	56	Sm	A	4,67 (1)	67	Кулиев, Кулиев, 1978
schelkovnikovi	54	62	St	A	4,68 (1)	81	Кулиев, Кулиев, 1978
multiplex	48*	52*	Sm	A	4,43 (5)	65	Graf, Meylan, 1980
tatricus	32	44	A	A	3,88 (2)	66	Kral, 1972
TERRICOLA (MERIDIOPITYMYS)							
savii	54	58*	Sm*	A	—	71	Niethammer, 1981
gerbei	54	56	St	St	—	67	Meylan, 1974
duodecimcostatus	62	72*	Sm	A	4,86 (1)	93	Winking, 1974
thomasi	44	42	A*	A	4,38 (6)	44	Giagia, 1985
NEODON							
jaldaschi	54	54*	A*	A	4,63 (3)	58	Гилева и др., 1982
VOLEMYS							
kikuchii	28	50	M	A	—	104	Makino, 1950
LASIOPODOMYS							
brandti	34	64	M	A	4,00 (2)	136	Ning, Zhao, 1988
mandarinus	48*	52*	M*	A	4,40 (3)	65	Ковальская, Орлов, 1974
MICROTUS (AGRICOLA)							
agrestis	50*	50	Sm	A*	4,33 (3)	58	Gamperl, 1982 а
cabrerae	54	60	Sm	A	—	76	Guardia et al., 1979
MICROTUS (MICROTUS)							
guentheri	54	52	Sm*	A	4,66 (3)	58	Belcheva et al., 1980
irani	54	54	A	A	—	58	Matthey, 1954
socialis	62*	60	A	A	—	62	Зыков, Загороднюк, 1988
paradoxus	62	60	A	A	4,89 (4)	62	Зыков, Загороднюк, 1988
arvalis	46	80*	M	A	4,28 (27)	153	Gamperl, 1982 в
obscurus	46	68*	M	A*	4,29 (5)	113	Воронцов и др., 1984
kirgisorum	54	76	A	A	4,65 (3)	113	Мейер и др., 1985
rossiaemeridionalis	54*	54*	A	A	4,61 (2)	58	Малыгин, 1983
transcaspicus	52	52	A	A	4,58 (2)	56	Мейер и др., 1985
MICROTUS (STENOCRANIUS)							
gregalis	36	50	M	A	4,11 (4)	81	Fedyk, 1970
MICROTUS (ALEXANDROMYS)							
fortis	50	62	M	A	4,64 (1)	84	Ковальская и др., 1988
middendorfi	50	56*	M	A	4,56 (9)	72	Гилева, 1972
mongolicus	50*	56	M	A	4,55 (2)	72	Раджабли и др., 1984
sachalinensis	50	60	M	A	4,60 (1)	82	Мейер, Волобуев, 1974
miurus	54	68	M	A	4,65 (3)	96	Rausch, Rausch, 1968
maximowiczi	42*	56*	A	A	4,34 (3)	80	Ковальская и др., 1980
evoronensis	40*	56*	A*	A	4,13 (3)	84	Голенищев, Раджабли, 1981
mujanensis	38	48*	Sm*	A	—	71	Орлов, Ковальская, 1978
MICROTUS (PALLASIINUS)							
oeconomus	30*	56*	Sm	A	3,82 (5)	120	Fredga et al., 1980
montebelli	30	56	Sm	A	3,83 (2)	120	Yamakage et al., 1985
limnophilus	38	54	Sm	A	—	89	Орлов и др., 1978

Продолжение

Таксон	2n	NF_a	X	Y	H'	SI	Источник
MICROTUS (MYNOMES)							
pennsylvanicus	46	50	St	A	4,35 (6)	63	Modi, 1986
townsendii	50	48	A	A	4,55 (3)	50	Hsu, Benirschke, 1971
oregoni	18	32	M	A	3,09 (3)	72	Hsu, Benirschke, 1969
montanus	24*	44*	A	A	3,51 (4)	88	Judd et al., 1980
canicaudus	24	44	M	A	3,55 (4)	96	Modi, 1986
mexicanus	48*	58*	A	A	4,41 (2)	75	Lee, Elder, 1977
californicus	54*	62	M	A	4,65 (2)	81	Modi, 1985
MICROTUS (PITYMYS)							
pinetorum	62	62*	Sm	A	4,89 (3)	70	Wilson, 1984
ochrogaster	54	64	Sm	A	4,68 (3)	86	Zenzes, Voiculescu, 1975
MICROTUS (AULACOMYS)							
richardsoni	56	58	M	A	4,72 (2)	69	Modi, 1985
xanthognathus	54	58	M	A	—	71	Rausch, Rausch, 1974
longicaudus	56	92	M	A	4,72 (4)	165	Modi, 1985
chrotorrhinus	60	60	Sm	A	—	68	Meylan, 1967
LEMMISCUS							
curtatus	54	54	Sm	A	4,68 (1)	62	Modi, 1987 в
NEOFIBER							
alleni	52	54	A	A	4,62 (1)	60	Modi, 1985

Примечание: звездочкой отмечены случаи полиморфизма по числу хромосом и хромосомных плеч и по морфологии половых хромосом, другие типы изменчивости здесь не учитывались; в скобках вслед за значением *H'* указано число промерянных для данного исследования наборов хромосом (как по оригинальным раскладкам, так и по имеющимся в литературе).

IMC — index of morphological complexity (индекс морфологической сложности) — в отличие от *SI* не связан со степенью метацентричности кариотипа, но прямо пропорционален *2n* и *NF*: $IMC = (2n \cdot NF)/100$. В пространстве координат "*2n—NF*" изолинии этого индекса перпендикулярны изолиниям *p*.

H' — Shannon's diversity (разнообразие по Шеннону) — показатель количественно-размерного разнообразия хромосомного набора, выражаемый через функцию разнообразия (Shannon, Weaver, 1963): $H' = -\Sigma p_i log_2 p_i$, где p_i — долевая длина *i*-той хромосомы *. Вместе со следующим показателем предлагается для характеристики размерного ряда хромосом. *H'* рассчитан выборочно для 48 видов с различными хромосомными числами (таблица), для чего обычно измерялись 2—3 фоторепродукции хорошего качества и достаточного увеличения. Для удобства измерений *H'* и *e* определялись и приводятся в тексте в пересчете на гаплоидный набор самки, при этом отметим, что $H'_{(2n)} = H' + 1$. *H'* может служить удобной оценкой морфофункциональной расчлененности генома, а обратная ему величина — его агрегированности. Анализ 25 метафазных пластинок *M. arvalis* показал, что выборочный коэффициент его вариации (т. е. точность определения) составляет всего лишь 0,96 %, а вся эта небольшая изменчивость определяется в основном различиями в степени спирализации отдельных метафазных пластин: корреляции *H'* с индексом спирализации $(I = p_{max}/P_{min})$ оказалась равной $r = -0{,}84$.

e — Pielou's eguality (выровненность по Пиелу). Производная от *H'* оценка выровненности распределения (Pielou, 1966) может быть исполь-

* Величины *H'*, рассчитанные через логарифмы с различными основаниями *a* и *b*, соотносятся как $H'_{(a)} = cH'_{(b)}$, где $c = log_a X/log_b X$ и $X \neq 1$. Так, для перевода представленных в этой работе $H'_{(log)}$ в величины $H'_{(lg)}$ и $H'_{(ln)}$ необходимо представленное в таблице значение *H'* домножить на 0,301 и 0,693 соответственно.

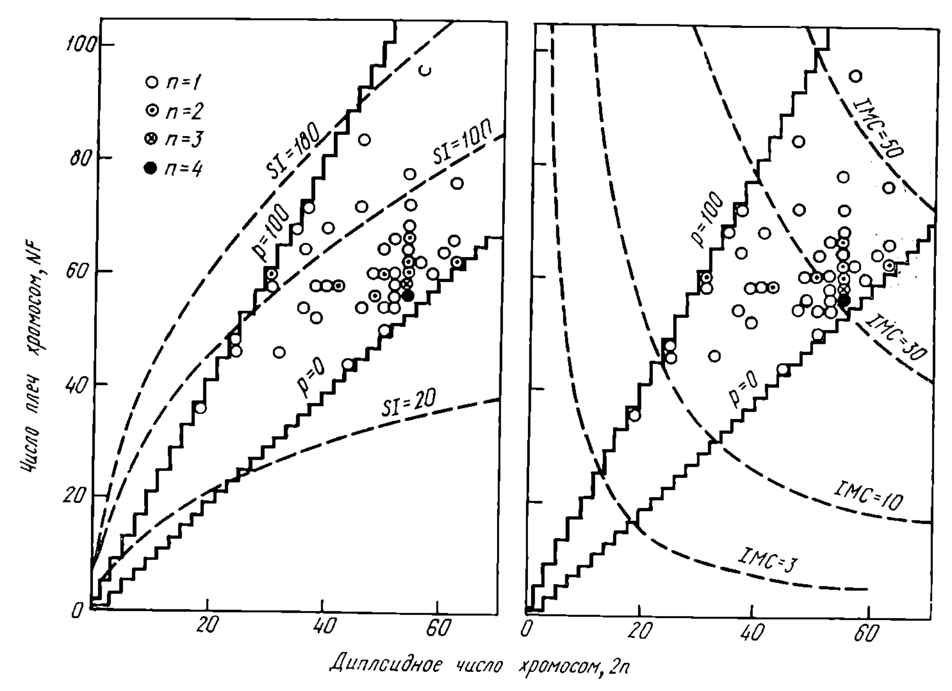


Рис. 2. Распределение хромосомных чисел серых полевок в системе координат «$2n$ — NF». Границы пространства логических возможностей определяются соотношением $2n \leqslant NF \leqslant 2(2n)$; характер изменения в этом пространстве значений индексов *SI* и *IMC* показан на примере изолиний этих индексов на левом и правом графиках соответственно.

зована как показатель равноразмерности элементов множества, известный также как «концентрация доминирования»: $e = H'/\log_2 n$, где n — гаплоидное число хромосом. Выровненность распределения теоретически может изменяться от $e=0$ (сильно выражены размерные группы; практически недостижимое значение) до $e=1$ (частный случай: формула Хартли; все хромосомы равноразмерные).

HV — heterochromatin value (содержание гетерохроматина). Использование в качестве характеристики кариотипа числа гетерохроматиновых блоков, удобное в ряде частных случаев (Воронцов и др., 1984; Загороднюк, 1985), оказывается мало приемлемым при анализе всей группы, поскольку во многих случаях межвидовые различия определяются не столько их числом, сколько общим содержанием С-позитивного материала. Количественные данные по *HV* содержатся лишь в одной специальной публикации (Gamperl et al., 1982), поэтому для данного исследования эта выборка была дополнена результатами измерений *HV* по репродукциям из работ В. Моди (Modi, 1986; 1987 b), учитывая, что ошибка при таких измерениях (порядка 5 % от величины *HV*) несравнима с межвидовыми различиями — $HV=0$—30 %:

terrestris — 17,6 % (n=10), *duodecimcostatus* — 7,5 % (n=1), *subterraneus* — 4,0 % (n=6), *agrestis* — 29,8 % (n=10), *arvalis* — 11,7 % (n=26), *oeconomus** — 8,5 % (n=4) (Gamperl et al., 1982), *pennsylvanicus* — 4,2 %, *montanus* — 12,9 %, *canicaudus* — 4,5 % (n=1, по Modi, 1986), *townsendii* — 2,8 %, *oregoni* — 7,5 %, *californicus* — 5,9 %, *mexica-*

* Содержание С-гетерохроматина у полевки-экономки, определенное по раскладкам в работе В. Моди (1987b) составило лишь 3,6 %, что в 2 раза меньше величины, указываемой Р. Гамперл с соавт. Вероятно, для полной сопоставимости данные разных исследователей следует вводить поправочный коэффициент, определенный через сравнение данных по нескольким общим видам.

nus — 9,4 %, *ochrogaster* — 6,7 %, *richardsoni* — 0 %, *longicaudus* — 0,4 %, *curtatus* — 11,9 %, *alleni* — 19,7 % (n=1, по Modi, 1987 b), *socialis* — 28 %, *paradoxus* — *25* % (Зыков, Загороднюк, 1988).

GS — genome size (размер генома). Для подчеркивания плоидности генома эту величину часто обозначают как *2c*. Ранее для оценки размера генома определяли общую длину хромосомного набора, т. е. *GS* выражали в линейных единицах. Так, например, эта величина составляет у *oregoni* — 85 μ, *oeconomus* — 88 μ, *longicaudus* — 84 μ, *montanus* — 84 μ (*Matthey*, 1957), у *middendorfi* s. l.—*86*—*87* μ (Гилева, 1972). Сильное влияние на эту величину спирализации хромосом и сложности в получении сопоставимых абсолютных величин привели к распространению более строгих методов определения *GS* — по специфическому связыванию ядерной ДНК основным фуксином (реакция Фёльгена). Эта величина, выражаемая в весовых единицах (пг, определяется через сравнение с видом с известным *GS*) и рассматривается в данной работе.

Значение *GS* известно для небольшого числа видов (первое число — по Gamperl et al., 1982; второе — по Schmid, Leppert, 1968): *terrestris* — 7,4/7,8, *agrestis* — 9,1/8,9, *arvalis* — 7,8/7,5, *californicus* — —/6,6, *longicaudus* — —/7,2, *montanus* — —/8,0, *ochrogaster* — — /*7,3 oeconomus* — —/*6,6*, *pennsylvanicus* — —/*6,7*, *duodecimcostatus* — *6,7*/—, *subterraneus* — 6,9/—; кроме того, *GS*=6,8 установлено для *oregoni* (см. Atkin et al., 1965). Близкие значения *GS*, полученные разными исследователями для одних и тех же видов, свидетельствуют о хорошей воспроизводимости таких данных.

NOR — nuclear organized regions (районы ядрышкового организатора). Вариации числа ядрышкообразующих районов хромосом (т. е. Ag-положительные районы локализации генов рРНК), хотя и имеют место уже на клеточном уровне, проявляют определенные закономерности при рассмотрении их на видовом уровне. Для полевок характерно большое число Ag-активных *NOR* — от 4 до 20 на диплоидный набор хромосом. Одна пара *NORs* в среднем локализована на каждой пятой паре аутосом, так что у *M. montanus*, например, выявляется 2 пары *NORs* при *2n*=22—24, тогда как у *T. subterraneus* на 25 аутосомных пар (*2n*=52) приходится 5 пар аутосом с Ag-положительными участками:

subterraneus — 10 *NOR* (Баскевич, 1988), *majori* — 8—14, *daghestanicus* s. l.— 10, *schelkovnikovi* — 10—12 (Ахвердян, 1989), *juldaschi* 12—14, *rossiaemeridionalis* — 10 (Орлов, Булатова, 1983), *agrestis* — 8—10 (Goodpasture, Bloom, 1975), *gregalis* — 8—10, *middendorfi* s. l.— 10—12 (Боескоров, личн. сообщ.), *socialis schidlovskii* — 16—20 (Ахвердян, личн. сообщ.), *montebelli* — 4 (Yamakage et al., 1985), *oeconomus* — 6 (Fredga et al., 1980), *obscurus* 8—14 (Козловский и др., 1988), *montanus* — 4 (Judd et al., 1980).

Как и в случае с гетерохроматиновыми районами хромосом, многие исследователи отмечают ассоциации хромосом районами локализации генов рРНК (Judd et al., 1980; Козловский и др., 1988). Можно допустить, что существует неслучайная связь между *NOR*-ассоциациями негомологичных хромосом и возможностью их слияний («олигомеризация» *NORs*).

Таким образом, из 71 вида серых полевок 60 изучены кариологически. Не описаны кариотипы лишь 11 видов из Мексики и Китая. Остальные же виды охарактеризованы с разной степенью подробности: 4 вида — по 10 признакам, 8 — по 9, 13 — по 8, 24 — по 7, 1 — по 6 и оставшиеся 10 видов — по 5 рассмотреным здесь показателям.

Подробный анализ изменчивости и взаимосвязей рассмотренных выше признаков будет представлен в следующем сообщении. Здесь же отметим наиболее общие закономерности и особенности. Распределения половины исследованных признаков характеризуются сильно выраженной асимметрией — как правой, так и левой. То же и с оценками вариации — от 1 % в случае показателя *e* до 98 % в случае показателя «продвинутости» *p*. При всей своей разнокачественности рассмотренные при-

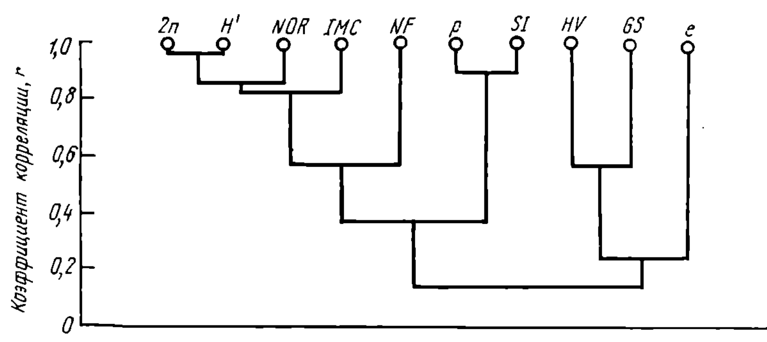


Рис. 3. Система корреляций кариотипических характеристик Arvicolini, построенная по UPGMA-алгоритму на основании расчетов коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (без учета знаков).

знаки проявляют четко выраженную тенденцию к взаимозависимости. В единую корреляционную плеяду попадают все производные от числа хромосом признаки — (*H'*, *NF*, *p*, *SI*, *IMC*), а также *NOR*. Особняком стоят лишь пара *GS* — *HV* и показатель выровненности по Пиелу (*e*). Высокая степень сопряженности признаков «*2n*-комплекса» несомненно связана с широкой изменчивостью самого числа хромосом (18—62) и заметной канализированностью путей реализации изменчивости в формальном пространстве «*2n*—*NF*» (см. рис. 2).

Я искренне признателен профессору Н. Н. Воронцову (Институт биологии развития, Москва) за ценные советы и замечания, высказанные при подготовке рукописи к печати, Л. И. Францевичу, О. А. Михалевичу и В. Н. Пескову (Институт зоологии, Киев) за неоценимую помощь в компьютерной обработке информации и Г. Г. Боескорову (Институт биологии развития, Москва) за содействие в получении копий из труднодоступных для автора изданий.

Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Сб. тр. зоомуз. Моск. ун-та.— 1984.— **22**.— С. 135—190.

Архипчук В. В., Андрощук А. Ф., Бердышев Г. Д. Использование индексов изменения числа хромосом и их морфологии в кариосистематике на примере некоторых таксонов подкласса Teleostei // Докл. АН УССР.— 1986.— Б, № 1.— С. 66—68.

Ахвердян М. Р. Цитогенетика и систематика близких видов и видов-двойников полевок фауны Закавказья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук / ИЭМЭЖ АН СССР.— М., 1989.— 22 с.

Баскевич М. И. Хромосомные наборы некоторых видов грызунов из центральной части Восточных Карпат // Грызуны : Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 1.— Свердловск: УрО АН СССР, 1988.— С. 60—61.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих // Берингия в Кайнозое.— Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976.— С. 337—353.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок Microtus arvalis и M. epiroticus // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 10.— С. 1555—1566.

Гилева Э. А. Хромосомный полиморфизм у двух близких форм субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа) // Докл. АН СССР.— 1972.— **203**, № 3.— С. 689—692.

Гилева Э. А., Большаков В. Н., Черноусова Н. Ф., Мамина В. П. Цитогенетическая дифференциация форм в группе памирской (Microtus juldaschi) и арчевой (M. carruthersi) полевок и данные об их репродуктивной изоляции // Зоол. журн.— 1982.— **61**, вып. 6.— С. 912—922.

Голенищев Ф. Н., Раджабли С. И. Новый вид серой полевки с берегов озера Эворон // Докл. АН СССР.— 1981.— **257**, № 1.— С. 248—250.

Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae).— Л.: Наука, 1977.— 504 с.— (Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 3, вып. 8).

Загороднюк И. В. Об изменчивости кариотипа обыкновенных полевок // Вестн. зоологии.— 1985.— № 6.— С. 79—82.

Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус Pitymys ukrainicus (Rodentia) // Там же.— 1988.— № 4.— С. 50—55.

Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода Terricola Восточной Европы // Там же.— 1989 а.— № 5.— С. 3—14.

Загороднюк И. В. Объем и структура современных Arvicolini (Rodentia) // Пятый съезд всесоюз. териол. о-ва.— М., 1990.— Т. 1.— С. 61—62.

Зыков А. Е., Загороднюк И. В. О систематическом положении общественной полевки (Mammalia, Rodentia) из Копетдага // Вестн. зоологии.— 1988. —№ 5.— С. 46—52.

Ковальская Ю. М., Малыгин В. В., Картавцева И. В. О стабильности кариотипа и распространении восточной полевки — Microtus fortis (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн.— 1988.— **67**, вып. 8.— С. 1255—1259.

Ковальская Ю. М., Орлов В. Н. Необычные половые хромосомы и внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм китайской полевки // Цитология.— 1974.— **16**, № 4.— С. 497—503.

Ковальская Ю. М., Хотолху Н., Орлов В. Н. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида Microtus maximowiczii (Rodentia, Cricetidae) // Зоолог. журн.— 1980.— **59**, вып. 12— С. 1862—1867.

Козловский А. И., Булатова Н. Ш., Новиков А. Д. Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // Докл. АН СССР.— 1988.— **298**, № 4.— С. 994—997.

Кулиев Г. К., Кулиев Г. Н. Кариотипические различия у трех форм кустарниковых полевок // Изв. АН АзССР. Сер. биол.— 1978.— № 1.— С. 94—97.

Кулиев Г. Н., Кулиев Г. К., Раджабли С. И. Кариотипические различия между разными популяциями водяной полевки Arvicola terrestris L. // Зоол. журн.— **1978**.— **57**, вып. 9.— С. 1409—1411.

Ляпунова Е. А., Ахвердян М. Р., Воронцов Н. Н. Робертсоновский веер изменчивости хромосом у субальпийских полевок Кавказа (Pitymys, Microtinae, Rodentia) // Докл. АН СССР.— 1988.— **298**, № 2.— С. 480—483.

Ляпунова Е. А., Загороднюк И. В. Нормальный кариотип и хромосомный полиморфизм афганской полевки, Microtus (Blanfordimys) afghanus (Rodentia) // Зоол. журн.— 1990.— **69**, вып. 4.

Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок.— М. : Наука, 1983.— 208 с.

Мейер М. Н., Волобуев В. Т. Морфологические особенности и хромосомный набор сахалинской полевки — Microtus sachalinensis Vassin, 1955 (Rodentia, Cricetidae) // Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Нов. сер.— 1974.— **17** (**120**).— С. 75—83.

Мейер М. Н., Раджабли С. И., Булатова Н. Ш., Голенищев Ф. Н. Кариологические особенности и вероятные родственные связи полевок группы "arvalis" (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн.— 1985.— **64**, вып. 3.— С. 417—428.

Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих.— М. : Наука, 1983.— 170 с.

Орлов В. Н., Ковальская Ю. М. Microtus mujanensis sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна р. Витим // Зоол. журн.— 1978.— **57**, вып. 8.— С. 1224—1232.

Орлов В. Н., Раджабли С. И., Малыгин В. М. и др. Кариотипы млекопитающих Монголии // География и динамика раст. и жив. мира МНР.— М. : Наука, 1978.— С. 149—164.

Раджабли С. И., Мейер М. Н., Голенищев Ф. Н., Исаенко А. А. Кариологические особенности монгольской полевки и ее родственные отношения в подроде Microtus (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 3.— С. 441—445.

Саблина О. В., Раджабли С. И., Маликов В. Г. и др. О систематическом положении полевок рода Chionomys (Rodentia, Microtinae) по кариологическим данным // Там же.— 1988.— **67**, вып. 3.— С. 472—475.

Хатухов А. М., Дзуев Р. И., Темботов А. К. Новые кариотипические формы кустарниковых полевок (Pitymys) Кавказа // Там же.— 1978.— 57, вып. 10.— С. 1566—1570.

Allen G. M. The Mammals of China and Mongolia // Natural History of Central Asia.— New York: Am. Mus. Nat. Hist., 1940.— Vol. 11, pt. 2.— P. 1 — XXVII, 621—1350.

Atkin N. B., Mattison G., Becak W., Ohno S. The comparative DNA content of 19 species of placental mammals, reptiles and birds // Chromosoma.— 1965.— **17**, № 1.— P. 1—10.

Belcheva R. G., Peshev Ts. H., Peshev D. Ts. Chromosome C- and G-banding patterns in a Bulgarian population of Microtus guentheri Danford and Alston (Microtinae, Rodentia) // Genetica (Ned.).— 1980.— **52/53**.— P. 45—48.

Burgos M., Jimenez R., Guardia R. (Diaz de la). Comparative study of G- and C-banded chromosomes of five species of Microtidae // Ibid.— 1988/1989.— **78**, N 1.— P. 3—12.

Chaline J. Esquisse de l'évolution morphologique, biometrique et chromosomique du genre Microtus dans le Pleistocene de l'hémisphere Nord // Bull. Soc. géol. France. Ser. 7.— 1974.— **16**, N 4.— P. 440—450.

Chaline J. Arvicolid Data (Arvicolidae, Rodentia) and Evolutionary Concepts // Evolutionary biology. Vol. 21.— New York, London: Plenum Publ. Corpor., 1987.— P. 237—310.

Corbet G. B. The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review.— London, Ithaca: Cornel Univ. Press, 1978.— 314 p.

Ellerman J. R. The families and genera of living rodents. Vol. 2. Family Muridae.— London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1941.— 690 p.

Fedyk S. Chromosomes of Microtus (Stenocranius) gregalis major (Ognev, 1923) and

phylogenetic connection between subarctic representatives of the genus Microtus Schrank, 1798 // Acta Theriol.— 1970.— **15**, N 9.— P. 143—152.
Fredga K., Persson A., Stenseth N. Ch. Centric fission in Microtus oeconomus. A chromosome study of isolated populations in Fennoscandia // Hereditas.— 1980.— **92**, N 2.— P. 209—216.
Gamperl R. Tandem-Fussion als chromosomaler Evolutionsmechanismus bei Microtus agrestis (Rodentia, Microtinae) // Z. Säugetierk.— 1982 a.— **47**, N 5.— S. 317—320.
Gamperl R. Die Chromosomen von Microtus arvalis (Rodentia, Microtinae) // Ibid.— 1982 b.— **47**, N 6.— S. 356—363.
Gamperl R., Ehmann Ch., Bachmann K. Genome size and heterochromatin variation in rodents // Genetica (Ned.).— 1982.— **58**, N 3.— P. 199—212.
Giagia E. B. Karyotypes of "44-chromosomes" Pitymys species (Rodentia, Mammalia) and their distribution in Southern Greece // Säugetierk. Mitt.— 1984/1985.— **32**, H. 2.— S. 169—173.
Goodpasture C., Bloom S. E. Visualisation of nuclear organizer regions in mammalian chromosomes using silver staining // Chromosoma.— 1975.— **53**, № 1.— P. 37—50.
Graf J.-D. Genétique biochimique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. suisse Zool.— 1982.— **89**, N 3.— P. 749—787.
Graf J.-D., Meylan A. Polymorphisme chromosomique et biochimique chez Pitymys multiplex (Mammalia, Rodentia) // Z. Säugetierk.— 1980.— **45**, H. 3.— S. 133—148.
Guardia R. (Diaz de la), Burgos M., Jimenez R. About the karyotype of Microtus nivalis Martins (Rodentia, Microtinae) // Caryologia.— 1981.— **34**, N 3.— P. 377—383.
Guardia R. (Diaz de la), Pascual L., Orozco J. C. The karyotype of Microtus cabrerae Thomas, another species with giant sex chromosomes // Experientia.— 1979.— **35**, fasc. 6.— P. 741—742.
Guardia R. (Diaz de la), Pretel A. Comparative study of the karyotypes of two species of water vole: Arvicola sapidus and Arvicola terrestris (Rodentia, Microtinae) // Caryologia.— 1979.— **32**, N 2.— P. 183—189.
Honacki J. H., Kinman K. E., Koeppl J. W. (eds.). Mammal species of the world.— Lawrence: Allen Press and Assoc. Coll.— 1982.— 694 p.
Hsu T. C., Benirschke K. Microtus oregoni (Creeping vole) // An Atlas of mammalian chromosomes.— Berlin, New York : Springer, 1969.— **3**, folio 121.
Hsu T. C., Benirschke K. Microtus townsendii // Ibld.—1971.—**5**.— folio 223.
Judd S. R. Observations of the chromosome variation in Microtus mexicanus // Mammal. Chromos. Newslet.— 1980.— **21**.— P. 110—113.
Judd S. R., Cross S. P., Pathak S. Non-Robertsonian chromosomal variation in Microtus montanus // Jour. Mammal.— 1980.— **61**, N 1.— P. 109—113.
Kral B. Chromosome characteristics of Muridae and Microtidae from Czechoslavakia // Acta Sci. Nat. Brno.— 1972.— **6**, N 12.— 78 p.
Lawrence M. A. Western Chinese Arvicolines (Rodentia) Collected by the Sage Expedition // Amer. Mus. Novitat.— 1982.— N 2745.— 19 p.
Lee M. R., Elder F. F. B. Karyotypes of eight species of Mexican rodents (Muridae) // Jour. Mammal.— 1977.— **58**, N 4.— P. 479—487.
Makino S. Studies in murine chromosomes. VI. Morphology of the sex chromosomes in two species of Microtus // Annot. Zool. Jap.— 1950.— **23**, N 2.— P. 63—68.
Matthey R. Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae // Caryologia.— 1954.— **6**, № 1.— P. 1—44.
Matthey R. Cytologie comparée, systematique et phylogenie des Microtinae (Rodentia, Muridae) // Rev. suisse Zool.— 1957.— **64**, N 1.— P. 39—71.
Matthey R. The chromosomes formulae of eutherian mammals // Cytotaxonomy and vertebrate evolution.— London, New York : Acad. Press, 1973.— P. 531—616.
Melyan A. Karyotype and giant sex chromosomes of Microtus chrotorrhinus (Miller) (Mammalia : Rodentia) // Canad. Jour. Genet. Cytol.— 1967.— **9**, N 4.— P. 700—703.
Melyan A. Cytotoxonomie de quelques Pitymys Européens (Mammalia, Rodentia) // Symposium Theriologium II.— Brno, 1974.— P. 255—266.
Modi W. S. Chromosomes of six species of New World microtine rodents // Mammalia.— 1985.— **49**, N 3.— P. 357—363.
Modi W. S. Karyotypic differentiation among two sibling species pairs of New World microtine rodents // Jour. Mammal.— 1986.— **67**, N 1.— P. 159—165.
Modi W. S. Phylogenetic analyses of chromosomal banding patterns among the Nearctic Arvicolidae (Mammalia: Rodentia) // Syst. Zool.— 1987 a.— **36**, N 2.— P. 109—136.
Modi W. S. C-banding analyses and the evolution of heterochromatin among arvicolid rodents // Jour. Mammal.— 1987 b.— **68**, N 3.— P. 704—714.
Niethammer J. Über Microtus (Pitymys) savii (de Sélys-Longchamps, 1838) vom Monte Gorgano, Italien // Säugetierk. Mitt.— 1981.— **29**, H. 3.— S. 45—48.
Ning G., Zhao W. Study on the G-banded chromosomes of Microtus brandti Radde // Hereditas.— 1988.— **10**, N 5.— P. 24—26.
Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections // Jour. Theor. Biol.— 1966.— **13**.— P. 131—144.
Raicu P., Duma D., Kirillova M., Tuta A. Chromosomal polymorphism in the water vole (Arvicola terrestris L.) // Rev. Roum. Biol., zool.— 1971.— **16**.— P. 293—296.
Rausch R. L., Rausch V. R. On the biology and systematic position of Microtus abbreviatus Miller, a vole endemic to the St. Matthew Island, Bering Sea // Z. Säugetierk.— 1968.— **33**, N 2.— P. 65—99.

Rausch V. R., Rausch R. L. The chromosomal complement of the yellow-cheeked vole, Microtus xanthognathus (Leach) // Canad. Jour. Genet. Cytol.— 1974.— **16.**— P. 267—272.
Schmid W., Leppert M. F. Karyotyp, heterochromatin und DNS-Werte bei 13 Arten von Wühlmäusen (Microtinae, Mammalia — Rodentia) // Arch. Julius Klaus-Stift.— 1968.— **43.**— S. 88—91.
Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication.— Urbana : University of Illinois Press, 1963.— 117 p.
Wilson J. W. Chromosomal variation in pine voles, Microtus (Pitymys) pinetorum, in the eastern United States // Canad. Jour. Genet. Cytol.— 1984.— **26.**— P. 496—498.
Winking H. Die karyotypen der iberischen Pitymys-Arten // Symposium Theriologium II,— Brno, 1974.— S. 267—273.
Yamakage K., Nakayashiki N., Hasegawa J., Obara Y. G-, C- and N-banding patterns on the chromosomes of the Japanese grass vole, Microtus montebelli montebelli, with special attention to the karyotypic comparison with the root vole, M. oeconomus // Jour. Mammal. Soc. Jap.— 1985.— **10.**— P. 209—220.
Zenzes M. T., Voiculescu I. Heterochromatin (C-bands) in somatic and male germ cells in three species of Microtinae // Genetica.— 1975.— **45.**— P. 263—272.
Zima J. A chromosomal banding study of Pitymys subterraneus (Arvicolidae, Rodentia) // Folia Zool.— 1984.— **33**, N 3.— P. 223—228.
Zima J., Kral B. Karyotypes of European mammals. II // Acta Sci. Nat. Brno.— 1984.— **18**, N 8.— P. 1—62.
Zimmermann K. Zur Säugetier-Fauna Chinas. Ergebnisse der Chinesisch-Deutschen Sammelreise durch Nord- und Nordost-China 1956. No 15 // Mitt. Zool. Mus. Berlin.— 1964.— **40**, H. 2.— S. 87—140.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 22.02.1988

Karyotypic Variability and Systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species and Chromosomal Numbers. Zagorodnyuk I. V.— Vestn. zool., 1990, N 2.— The subfamily Arvicoline is subdivided into 9 tribes, the tribe Arvicolini — into 11 genera including 71 species. *Volemys* gen. n. (type-species *Microtus musseri* Lawrence, 1982) is established. A classification scheme of subfamily for tribes and genera is given, with an account of species included; a detailed scheme "genus — subgenus — species-group — species" for Arvicolini is suggested. A list of uncertain status forms, such as "semispecies", consisting of 27 entries (specific or subspecific rank) is given. A karyotype review includes tabular representation of chromosomal numbers with reference to the most recent sources. A karyotype is characterized by 10 qualitative indices. Besides traditional *2n* and *NF*, values of morphological complexity (*IMC, p, SI*), derived from them, are considered. Values of chromosomal size sequence (Shannon's diversity and Pielou's equality — *H'* and *e*), genome size (*GS*), heterochromatin value (*HV*) and *NORs* number are also considered. *IMC, SI, H'* and *e* are proposed, for the first time, for karyotypic characteristics. For every of these indices, the state of voles' knowledge is outlined. Correlation scheme between karyotypic characters is calculated.

УДК 599.325.2

Л. И. Рековец

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИКЕ И РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ ПИЩУХ ПОДРОДА ARGYROTONA (OCHOTONA, LAGOMORPHA)

Надвидовая систематика современных видов пищух или сеноставок лишь в последнее время начала складываться в более или менее стройную систему, подкрепленную в известной степени палеонтологическими данными. Выделенные семь подродов в целом отражают уровень знаний о родственных взаимоотношениях в пределах надвидовых и ниже таксонов. Подрод *Argyrotona* впервые был выделен и описан автором с кратким рассмотрением вопросов филогенетической близости в пределах рода *Ochotona*, а результаты доложены на Всесоюзном микропалеотериологическом совещании (Москва, 1982 г.). Однако опубликование его несколько затянулось и первое краткое описание подрода было сдано М. А. Ербаевой (1988), присутствующей на совещании, которая проанализировала также различные взгляды отечественных и зарубежных авторов на подродовую или групповую систематику рода *Ochotona*. Имеющиеся новые данные, а также цикл появившихся в последнее время работ по пищуховым (Рековец, 1982; Иваницкая, 1985 и др.), в какой-то мере предопределили необходимость возврата